云 南 植 物 研 究 5(4): 401—407, 1983
Acta Botanica Yunnanica

云南山茶雌雄配子体的发育*

刘成运 张香兰
(中国科学院昆明植物研究所)

摘 要

云南山茶原始品种云南红花油茶 (*Camellia reticulata* Lindly F. Simlex Sealy) 花芽于六月上旬或中旬开始分化。雌雄配子体的发育均属正常。栽培品种张家茶(*Camellia zhangjiacha* Chang's) 花芽的分化比原始品种要晚二个月。雄蕊发育异常，其花丝和花药可以局部或全部地与花柱、花瓣或子房壁联生。子房严重纽曲，使雌配子体的发育受到抑制或阻碍。云南山茶胚囊发育属于双孢八核葱型。文章还讨论了云南山茶与及*C. oleosa* R. *C. sasanqua*雌配子体发育的异同。

云南山茶是我国名贵花木之一，它不仅具有很高的观赏价值，其花瓣尚可入药，植株对空气中二氧化硫等有害气体有较强的抗性，故又是净化空气的优良绿化树种[2]。云南山茶常见的栽培品种繁多，花大、重瓣而艳丽，是由野生原始品种经长期引种驯化繁衍而来。但其雄蕊发育异常，结实率很低。原始品种如云南红花油茶（亦称云南山茶）雌雄配子体的发育均属正常，结实率高，是园艺工作者理想的杂交育种的亲本。我国曹慧娟对华中地区的油茶 *C. oleosa* Rehd 以及印度学者 Charivukala joyce Mathew 对 *C. sasanqua*，和其他学者对 *C. sinensis* 的胚胎学已进行了一些研究[3，4]，但云南山茶尚未见到有关的胚胎学研究报道。本文就云南红花油茶和张家茶的雌雄配子体的发育进行了初步的观察研究，为山茶属胚胎学研究以及栽培育种工作提供参考。

材 料 和 方 法

所用山茶系采自本所植物园内。自1982年6月至12月底，分期固定花芽及花蕾，每周一次，每次5—10个，桑弗利斯改订纳瓦兴固定液固定，石蜡切片，片厚7—10微米，铁矾苏木精染色或PAS-铁矾苏木精及微量固绿染色[1]。

观 察 结 果

一、雄配子体的发育：云南山茶原始品种的花芽于六月上旬开始分化。顶端分生组织区域由营养生长转入生殖生长，锥体由圆丘状逐渐增宽变平。在6月12日切片上可观

本文于1982年12月24日收到。
*本所植物园夏丽芳同志为本工作提供山茶材料特致感谢。

察到早期分化的雄蕊原基位于锥体远轴端。在雄蕊原基内侧是分化稍晚的心皮原基，其突起略低于雄蕊原基（图I_1）。雄蕊在分化的早期是一粗短的结构，接着由居间生长分化出花丝，初期的花丝较短且细，而其顶端的花药则较为粗大（图I_2）。但基部的花丝依靠其居间生长可迅速地伸长。至7月5日，雄蕊已超过了尚未形成花柱的早期子房的高度，顶端的花药开始膨大。7月10日，在花药四个角隅上第三层（绒毡层）细胞下面，初生造孢细胞经过有丝分裂形成较多的造孢细胞，并进一步形成花粉母细胞（图I_{3-4}）。此时花药壁层的中间过渡层进行平周分裂，产生药室内壁和中层，这时花药的外壁由三层增至五层，并且在外围几层细胞内开始积累淀粉物质，多为无定形的小团块状或颗粒状。7月23日少数花粉母细胞开始进入减数分裂前期Ⅰ。此时绒毡层细胞的细胞质变得浓厚，细胞增大，核明显，有的细胞有多个核仁，同时细胞质内开始积累淀粉物质（图I_5）。8月至9月花粉母细胞开始大量进入减数分裂，部分形成二分体及四分体小孢子。值得注意的是不同花药或同一花药不同的花粉囊之间，花粉母细胞的减数分裂是不同步的，而同一花粉囊内花粉母细胞的分裂则是同步的（图I_6）。在图6中我们可观察到左边的一个花粉囊内花粉母细胞处于减数分裂末期Ⅰ，而右边的则处于减数分裂中期Ⅰ。至10月初，大部分均已进入了四分体小孢子时期。依照通常的观点，这些四分体小孢子均被包埋在胼胝质内，而整个四分体被所谓的胼胝体包围[5]。云南山茶四分体小孢子周围充满了半透明的物质，整个四分体亦被这一物质包围。因未进行特殊的荧光染色观察，尚不能确定这些物质的性质，但我们估计这些物质可能是胼胝质。此时小孢子尚未形成自身的外壁，整个四分体小孢子是按照四面体的方式排列（图I_7）。此时药室四周的绒毡层细胞外形完整，但出现了一些二核细胞。随着药室的扩展，药室内壁细胞积累的淀粉物质有所增加，而中层细胞被挤毁。10月中旬以后，绒毡层细胞逐渐变形，胞质囊泡化，四分体裂开，分散出单个的小孢子（图I_8）。10月下旬，单核小孢子进行有丝分裂，形成二个大小不等的营养细胞和生殖细胞（图I_9）。此时绒毡层细胞已几乎完全解体，花粉粒外壁明显地增厚，且可观察到三个萌发孔。以上是云南红花油茶雄配子体发育的过程。栽培品种张家茶雄配子体的发育要晚二个月。8月上旬花芽开始分化，8月下旬大部分花粉母细胞仍处在减数分裂前期Ⅰ。栽培品种最突出的形态特征是雄蕊发育很不整齐，同一朵花，雄蕊长短不一，外围早期发育的较长，花药可以发育并产生花粉，但有许多雄蕊的花丝或花药局部或整个地与花柱或花瓣联生，花药发育异常，不能形成花粉。在花朵中央花柱的基部与子房交界处，仍有许多较短小的雄蕊，花丝短，花药发育仍处在早期阶段。更甚者，有一些缺少花丝的花药，直径约1毫米左右，圆球状，直接依附在或被夹在已纽曲的皱折子房壁上（图I_{10}）。从切片中观察，这些异常的雄蕊或花药在组织结构的发生上与子房壁组织之间没有关系。他们是一些发育不良的薄壁细胞，外壁仅一至二层。12月底，山茶花蕾已经形成，雌雄配子体均已完成了发育，但在花蕾中仍可见到许多发育已停滞的粟米状的败育花药。从花柱基部的切片中，也可以观察到与花柱壁联生的雄蕊的花丝部分，仅顶端的花药尚独立存在（图I_{11}）。

二、雌配子体的发育：原始品种山茶六月中旬其花芽锥体分生组织在周围的细胞隆起，形成分生组织环，在环的一些位置上形成心皮原基。从纵切片上观察到这些由多个

心皮原基联合形成的早期子房、中部凹陷，其切面呈双峰状（图I_{1-2}）。7月初，由联合心皮向内生长的边缘相互结合形成了典型的中轴胎座。云南山茶一般4至5个心皮，形成的子房4至5室。在子房内壁与中轴之间胎座上出现胚珠原基的小突起，并进一步形成珠心和珠被的突起，同时在单层珠心表皮之下开始产生孢原细孢，并进一步发育成为造孢细胞（图II_{12}）。造孢细胞体积增大，伸长，变为大孢子母细胞（图II_{13}）。此时内珠被尚未包围整个珠心组织。7月上旬，胚珠弯曲呈倒生状，下旬大部分大孢子母细胞发育成熟，内珠被包围珠心组织形成珠孔。8月上旬大部分大孢子母细胞进入减数分裂期，少数形成二分体细胞。近珠孔端的一个二分体细胞很快趋向退化，被合点端另一个迅速发育的二分体细胞（功能二分体细胞）推至珠孔端紧靠珠心细胞成为浓缩的一团，同时这些珠孔端的珠心细胞也开始产生退化的形态变化（图II_{14}）。单核胚囊形成之后，在合点端的珠心组织仍然保留，并形成垫状组织。在垫状组织与功能二分体细胞之间开始出现很小的淀粉粒的积累。功能二分体细胞核有丝分裂形成二核胚囊，此时在合点端与近合点端的一个核之间，以及核的周围积累了比较多的淀粉粒（图II_{15}）。而近珠孔端淀粉粒则较少。此时近珠孔端的珠心细胞已基本上全部消解，而附近的珠被绒毡层细胞开始明显地径向增大，细胞内也出现了比较多的呈PAS反应阳性的物质小团或颗粒。估计消解后的珠心细胞物质一部分为珠被绒毡层细胞吸收，一部分为胚囊所吸收。其中碳水化合物成分集中分布在近合点端以淀粉粒的形式贮存起来。但这一推想尚缺乏实验证明。9月上旬开始产生四核胚囊，下旬大部分进入四核胚囊期（图版II_{16}）。9日底至10月底，大部分进入八核胚囊期（图II_{17}）。云南山茶大孢子母细胞减数分裂只形成二分体细胞，而其中一个近珠孔端的退化、近合点端的一个经三次有丝分裂形成八核胚囊，所以云南山茶的胚囊发育和C. oleosa R. 及C.sasanqua一样，均属于双孢八核葱型[3－4]。成熟的胚囊由8核组成，在合点端四个核，其中一个迁移至胚囊中部与珠孔端迁移来的另一核组成极核，另三个核组成三个反足细胞，在核四周有疏松的细胞质和大液泡，核四周常有许多淀粉粒积累（图II_{18}）。卵器位于珠孔端，二个助细胞，一个卵细胞。从珠孔端横切片上观察，卵细胞比较宽大，细胞质较浓，核的周围有小的液泡分布，而另二个助细胞形态相似，核比卵细胞大（卵细胞核与珠孔端极核大小一致），在核的周围小液泡比较少，胞质略淡（图II_{19}）。从另外二张纵切片上可以观察到，二个助细胞形态一样，呈长梨状或茄状，尤其是近极核端（下端）有一个很大的液泡（图II_{20}），有时这二个大液泡会合并成一个大的液泡，在切片中大多数情况下，均是二个形态相似的助细胞。但也有时可观察到在下端缺少大液泡，细胞比较宽的卵器细胞，估计是卵细胞。从切片上看，另一个下端带大液泡的是助细胞（图II_{21}）。总之，卵器三个细胞在形态上存在着很小的差别，但并非完全相似不能区分。云南红花油茶与张家茶雌配子体的发育，在形态上没有很显著的差异，但栽培品种从外形上看，子房比原始品种小，且多扭曲变形。其发育与雄配子体一样，要晚二个月。8月上旬至中旬花芽开始分化，但直至10月初雌配子体才迅速发育，至10月底大部分进入八核胚囊期。由于其子房壁及花柱、花瓣与雄蕊严重联生，使子房失去了典型的中轴胎座的形态，甚至有些胚珠被挤至皱折的二个子房壁之间、几乎裸露在子房壁之外，这种不正常的形态改变，使许多胚珠内的胚囊成为空腔而败育。

讨 论

1.云南红花油茶雄蕊原基围绕在心皮原基外周分布、整齐，发育的雄蕊数轮花丝，基部联合，顶端分离，花为单瓣，子房为典型的中轴胎座，雌雄配子体发育均正常。栽培品种雌雄蕊发育均不正常，特别是雄蕊，一方面由于子房的扭曲，以及与花柱，花瓣甚至子房壁联生，使一些雄蕊的正常发育受到周围其他组织的局限而被抑制，同时由于营养来源不足，使花丝不能伸长，使花药不能充分发育，因此许多花药在花蕾形成后仍然是处于早期的发育阶段，甚至没有大孢子母细胞的产生，只是一些薄壁细胞。另一个可能是在雌雄蕊整个发育过程中，一些被抑制的雄蕊原基可以不断发育，而造成不同发育时期的不整齐的花药，但这一点仅是推测，尚无实验依据。综上所述，由于联生的雄蕊及变形的子房，败育的胚珠等原因，可能使栽培品种以后的受精过程受到严重阻碍，从而导致结实率大大降低。

2.云南山茶每室只着生2至3个倒生胚珠，8核胚囊形成后，在合点端形成三个反足细胞、而不是三个反足核，卵器三个细胞形态上有少许差异等，这些与*C.oleosa* R.具有每室7至8个胚珠，只形成三个反足核而不形成反足细胞，卵器三个细胞形态上完全无法区别，以及可以形成二套卵器及多核胚囊等现象有所不同[3]。云南山茶雌配子体的发育与*C.sasangua*雌配子体的发育比较接近[4]。

3.云南山茶与*C. oleosa* R.及*C. sasangua* 胚囊的发育均属于双孢八核葱型，均具有薄的珠心，短的胚柄。云南红花油茶雌配子体发育的时期，进程与 *C. oleosa* R.相接近。

参 考 文 献

〔1〕 朱澂、1965：高典酸-锡夫反应作为一种染色方法在植物组织学上的应用。植物学报，11：155—163。

〔2〕 汪亦萍，1981：山茶花，中国建筑工业出版社出版，第1—68页。

〔3〕 曹慧娟，1965：油茶胚胎学的观察，植物学报，13（1）：44—60。

〔4〕 Charivukala joyce Mathew 1978: Development of male and female gametophytes in *Camellia sasanqua*. *Phytomorphology*. 28(3): 262—269.

〔5〕 伊稍，K.1977：种子植物解剖学（第二版）（李正理译，1982），上海科学技术出版社，第281页。

DEVELOPMENT OF THE MALE AND FEMALE GAMETOPHYTES IN CAMELLIA RETICULATA L.

Liu Chengyun and Zhang Xianglan
(*Kunming Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract

The floral bud of primitive species *Camellia reticulata* Lindly F.Simlex sealy began to differentiate during the first decade or the middle decade of June. The development of male and female gametophytes were all normal. The differentiation of cultivar *C. zhangjiacha Chang's* was two months later than the primitive species, the stamen development was abnormal, its filament and anther could integrate partially or wholly with the style, petals and ovary wall. The development of male gametophyte got restrained or blocked, because ovary wall was badly crimpy. Development of the embryo sac of *C. reticulata* L. is bisporic, eightnucleate, allium type. In this paper, the difference and similarities between the development of female gametophyte in *C. reticulata* L. and that in *C. oleosa* and *C. sasanqua* have been disscussed.

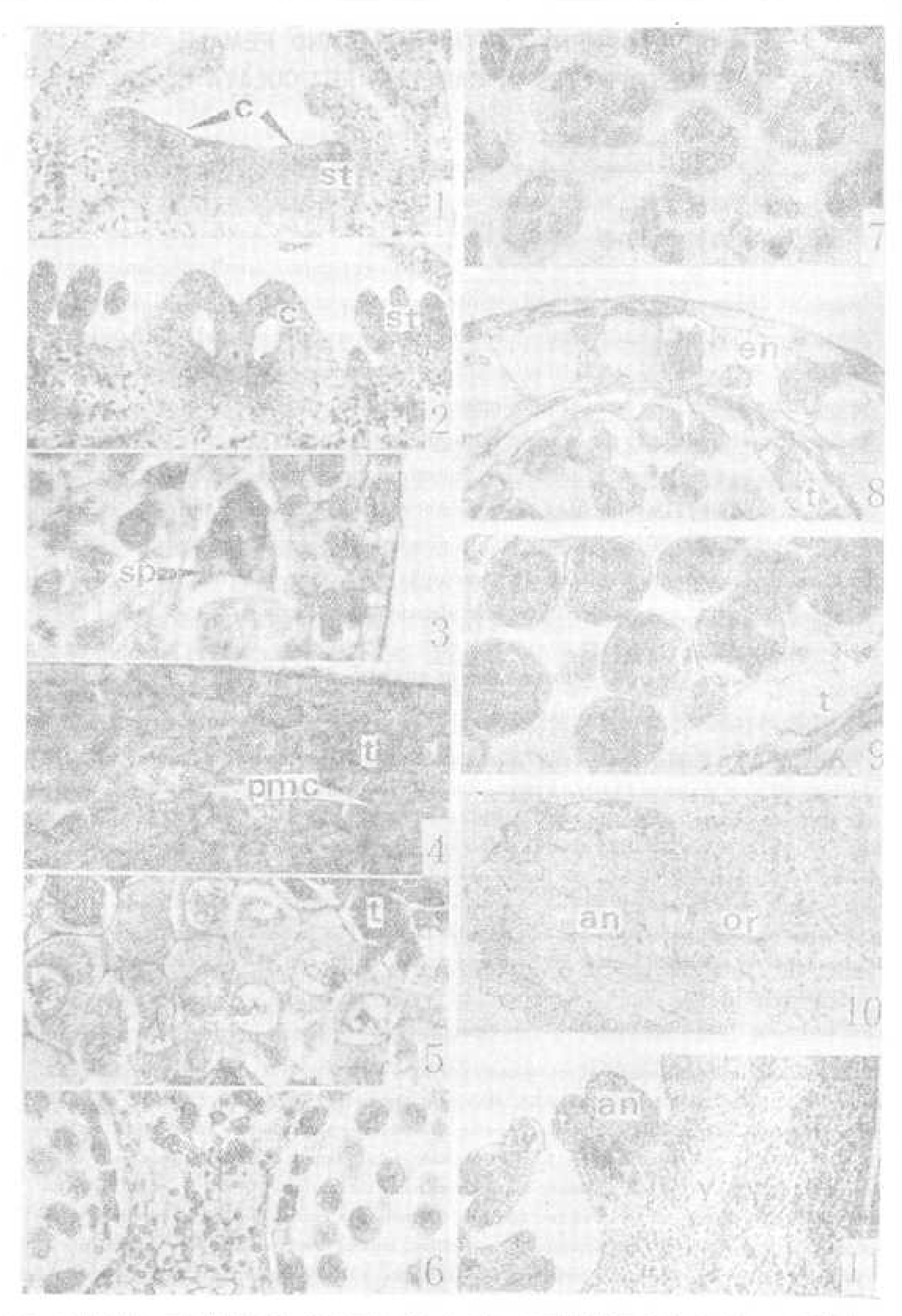
EXPLANATION OF FIGURES

Figure I

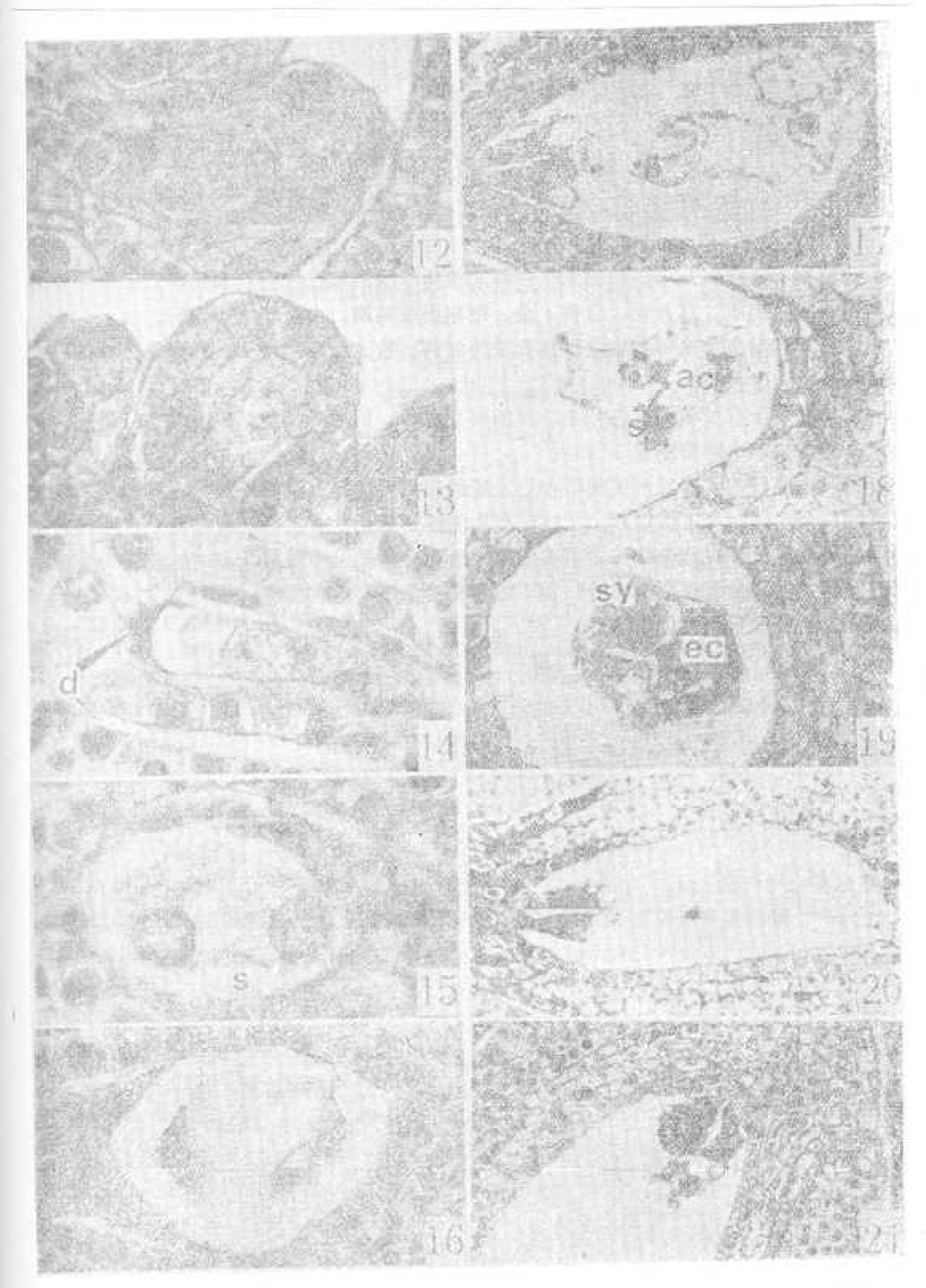
1. Floral bud is differentiate, showing stamen primordia (st) and carpel primordia (c). ×250; 2. Showing early stage stamen and ovary. ×250; 3. Mitosis of sporogenous cell(sp). ×2250; 4. Pollen mother cells (pmc) are occurrence under the tapetum cells (t) ×1000; 5. pollen mother cell going into the prophase I of meiosis. ×1000; 6. Division of pollen mother cells are not synchronize in the different pollen sac, showing the telophase I on the left, and the metaphase I on the right. ×600; 7. showing microspore tetrad. ×880; 8. Showing nucleus, showing tapetum cells and endhymenine (en) ×880; 9. Bisporic pollen granule was produced, and tapetum was disorganized. ×1000; 10. Showing an anther (an) was lose development beside an ovary wall. ×320; 11. Showing a stamen, the filament was integrated with the style (y) except anther. ×154.

Figure II

12. Showing the development of sporogenous cell (sp). ×1275; 13. The mega-spore mother cell is further development. ×1275; 14. Dyad cells, showing a degenerating dyad cell (d) on the micropyle point. ×1326; 15. Two-nucleate embryo sac, showing many starch grain(s) in the chalaza point. ×1326; 16. Four-nucleate embryo sac. ×880; 17. Eight-nucleate embryo sac. ×440; 18. Antipodal cells (ac), showing cytoplasm with vacuole and many starch grain round the nucleus. ×1000; 19. Egg apparatus cross section showing egg cell (ec) and two synergids (sy), notice, a nucleus have been away from cytoplasm by the cut. ×880; 20. Egg apparatus vetical section, showing two synergids from is similarities, at the lower end of the cells have a prominent vacuole below. ×880; 21. Egg apparatus vertical section, showing a synergid, a egg cell and a polar nucleus. ×800.



图Ⅰ　1.花芽分化，示雄蕊原基（St）及心皮原基（C）（×250）；2.示早期雄蕊和子房（×250）；3.造孢细胞（Sp）有丝分裂（×2250）；4.花粉母细胞（pmc）在绒毡层细胞（t）下面发生（×1000）；5.花粉母细胞进入减数分裂前期Ⅰ（×1000）；6.不同花粉囊内花粉母细胞分裂不同步，左侧为减数分裂末期Ⅰ右侧为中期（×600）；7.示四分体小孢子（×880）；8.单核小孢子，示绒毡层细胞和药室内壁细胞（en）（×880）；9.双孢花粉粒形成，绒毡层已解体（×1000）；10.示子房壁旁一个败育的花药（an）（×320）；11.示一个雄蕊，除花药外，全部花丝均与花柱（Y）联生（×154）。



图Ⅱ　12.示珠心表皮下发育的孢原细胞（×1275；）13.进一步发育形成大孢子母细胞（×1275）；14.二分体细胞，示珠孔端一个二分体细胞（d）已衰退（×1326）；15.二核胚囊，示合点有许多淀粉粒（S）（×1326）；16.四核胚囊（×880）；17.八核胚囊（×440）；18.反足细胞（ac），示液泡化的细胞质及核周围的淀粉粒（×1000）；19.卵器横切，示卵细胞（ec）及二个助细胞（sy）（注意有一个核被切离细胞质）（×880）；20.卵器纵切，示二个形态相似的助细胞，在细胞下端有显著的液泡（×880）；21.卵器纵切，示一个卵细胞，一个助细胞和一个极核（×880）。